



Examensarbete i ämnet biologi

2012:8

Hur livshistoriekaraktärer hos Europeisk abborre (*Perca fluviatilis* L.) påverkas av cykliska förändringar i populationsstrukturen

Christian Andersson





Examensarbete i ämnet biologi

2012:8

Hur livshistoriekaraktärer hos Europeisk abborre (*Perca fluviatilis* L.) påverkas av cykliska förändringar i populationsstrukturen

*The effect of changes in population structure on life-history traits in
Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.)*

Christian Andersson

Keywords: abborre, *Perca fluviatilis*, livshistoria, tusenbröder, alder-, längd- och vikt vid könsmognad

Handledare: Carin Magnhagen
Examinator: Anders Alanärä

15 hp, G2E
Kurskod EX0571

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för skogsvetenskap
Institutionen för vilt, fisk och miljö

Swedish University of Agricultural Sciences
Faculty of Forestry
Dept. of Wildlife, Fish, and Environmental Studies

Umeå 2012

Abstract

The effect of changes in population structure on life-history traits in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.).

This report deals with life-history variation for Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.), with special emphasis on age and size at maturity in females, in perch populations that have changed in size distribution. The collection of fish samples was made with multimesh gill nets year 2011. The perch's length, height, weight, status of gonads has been analyzed, and by observing the opercular bone the age has been determined. In two lakes close to Umeå in northern Sweden, Fisksjön and Ängersjön, the life-history traits of perch have been studied. Similar studies have been made year 2000 and that data will be compared with the result of this study. Gillnet fishing has shown that Fisksjön has changed population structure from a stunted population, many and small individuals of perch, to giant-phase, with fewer but larger individuals. As a comparison Ängersjön has also been studied, but there no structure change in population has occurred. It would be interesting to see if life-history traits now differ since the distribution of perch has changed in Fisksjön. The results show clearly that a change in perch size distribution has taken place. In Ängersjön no sign of change in population structure has been observed. The growth in Fisksjön has changed, with a stunted population the perch was shorter than it is in giant-phase at the same age. The opposite pattern was found in Ängersjön. Age at maturity occurred at a lower age during the stunted population phase than in giant phase. No difference in weight and length was observed. In Ängersjön the perch were shorter and lighter at maturity year 2011 than year 2000. No significant difference was observed in age at maturity in Ängersjön.

Keywords: *Perch, Perca fluviatilis, life-history, stunted population, age-, length and weight at maturity.*

Sammanfattning

Hur livshistoriekaraktärer hos Europeisk abborre (*Perca fluviatilis* L.) påverkas av cykliska förändringar i populationsstrukturen.

Den här rapporten behandlar livshistoriekaraktärer hos Europeisk abborre (*Perca fluviatilis* L.), med fokus på ålder och längd vid könsmognad hos honabborrar, hos två abborrpopulationer där en förändring av populationsstruktur har skett i den ena. Insamlingen av fisk gjordes med provfiskenet år 2011. I studien har abborrarnas längd, höjd, vikt uppmätts, status på gonader analyserats och ålder bestämts genom analys av gällock. Studien genomfördes i två sjöar, Fisksjön och Ängersjön, som ligger i närheten av Umeå. Det har utförts liknande studier i dessa sjöar med avseende på livshistoria, beteende och morfologi år 2000 och resultaten i denna studie kommer jämföras med data därifrån. Provfisken har påvisat att abborrens populationsstruktur i Fisksjön har genomgått en förändring och då kan det vara intressant att se om livshistoriekaraktärerna också förändrats. Tidigare år bestod Fisksjön av tusenbröder, hög täthet av små abborrar, men den har växlat till en gigantfas, med färre men större individer. Som jämförelse har Ängersjön studerats, i den sjön har det inte skett samma förändring av populationsstruktur. Ängersjön har haft ett mindre tätt bestånd och större storlek på abborrarna. Resultaten visar tydligt på att en förändring skett i populationsstruktur i Fisksjön och att ingen större förändring skett i Ängersjön. Tillväxten har förändrats så att abborren i Fisksjön är längre år 2011 vid samma ålder än vad den var vid samma ålder år 2000. I Ängersjön råder omvänt förhållande. Ålder vid könsmognad var lägre när populationen i Fisksjön var ett tusenbrödrabestånd än vad den var i gigantfas. Ingen skillnad kunde påvisas vad gällde längd och vikt vid könsmognad. I Ängersjön är abborren kortare och lättare vid könsmognad år 2011 än vad den är år 2000. Ingen signifikant skillnad i ålder vid könsmognad kunde påvisas i Ängersjön.

Nyckelord: Abborre, *Perca fluviatilis*, livshistoria, tusenbröder, ålder-, längd- och vikt vid könsmognad.

Förord

Under min uppväxt har jag alltid känt ett visst lugn när jag vistas vid vatten. Ofta kunde det vara metandes på sjön efter fisk, vilket för det mesta innebar abborre. När en möjlighet dök upp att i ett examensarbete få studera abborrar väcktes ett intresse för att veta mer om fisken som alltid varit nära under uppväxten. Examensarbetet gick ut på att studera om könsmognaden och andra karaktärer hos abborre varierar vid en förändring av populationsstruktur.

Examensarbetet är utfört på institutionen för Vilt, Fisk och Miljö på SLU, Sveriges lantbruksuniversitet. Först och främst vill jag tacka min handledare Carin Magnhagen som hjälpt mig genom hela arbetet. Jag vill också tacka Lisa Brännäs för musik och goda råd i labbet och Sonya Juthberg för underhållning och hjälp under tiden i laboratoriet. Jag vill även tacka mina föräldrar för att jag under en veckas tid få använda deras matbord som min arbetsplats. Jag vill också tacka all personal på VFM som välkomnat mig med öppna armar och bjudit in mig till både FRÖL och fredagsfika.

1. Inledning

1.1 Bakgrund

Fiskar är en mångformig grupp av organismer som utvecklat olika typer av livshistoria. Vissa arter lever endast ett par veckor medan andra blir flera årtionden gammal. Somliga reproducerar sig flera gånger under sin livstid (iteropara) medan andra endast förökar sig en gång (semelpara). En del fiskar blir könsmogna inom ett par veckor efter födseln medan det för andra kan ta flera år. Livshistoriemönster kan till och med skilja inom arter (Heibo 2003). Egenskaper som kan skilja inom arter är tillväxtmönster, ålder vid könsmognad, storlek vid könsmognad, antal, storlek, könskvot på avkomman, ålders- och storleksspecifika reproduktionsinvesteringar och livslängd (Stearns 1992). I två sjöar, Fisksjön och Ängersjön i närheten av Umeå, har abborrens livshistoria, morfologi och beteende studerats i många år. I Fisksjön har det vid tidigare studier varit ett så kallat tusenbrödrabestånd (Heibo och Magnhagen 2005), med en hög täthet av små abborrar. Populationsstrukturer förändras ofta cykliskt över tiden och data visar på att Fisksjön har förändrats till en gigantfas (se nedan), med färre men större individer (Magnhagen m.fl. under tryckning). I naturen sker hela tiden förändringar som exempelvis påverkar populationsstrukturen. Att tillväxt och storlek påverkas vid förändring av populationsstruktur för abborre förklaras egentligen med definitionen för tusenbrödrabestånd, men hur de andra livshistoriemönstren påverkas är inte lika enkelt att påvisa. Möjligheten att hantera omställningar beror bland annat på hur snabb förökningstakt en population har. Bakterier förökar sig innan man hinner blinka och kan då snabbt anpassa sig t.ex. till att bli resistenta mot antibiotika medan hälleflundran som först könsmognar vid 12-13 års ålder (Carlstrand 2002) får större problem vid tvära förändringar. En studie av hur ålder vid könsmognad för abborre förändras i en population kommer ge en insikt om hur livshistoriemönster kan förändras vid en förändring av populationens struktur.

Syfte

Avsikten med den här undersökningen var att studera om tidpunkten för könsmognad hos abborrar i Fisksjön ändrats efter att populationsstrukturen förändrats från gigantfas, få och stora abborrar, till tusenbrödrabestånd, små och många abborrar. Genom att jämföra data från provfisken som gjordes år 2000 (Heibo och Magnhagen 2004) med data från 2011 ska det bestämmas om ålder vid könsmognad förändrats. Även andra karaktärer, såsom tillväxt, längdfördelning, längd vid könsmognad, vikt vid könsmognad kommer att studeras. Som jämförelse kommer Ängersjön att analyseras, dess abborrpopulation har inte genomgått samma förändring (Magnhagen m.fl. under tryckning).

1.2 Abborrens utbredning



Figur 1. Karta för utbredning av släktet *Perca*. ■ = Gul abborre (*Perca flavescens*), ▨ = Europeisk abborre (*Perca fluviatilis*) och ▤ = Balkhash abborre (*Perca schrenki*) (Craig 2000).

Abborrens utbredningsområde sträcker sig från 40° till 70° N (Heibo 2003) (figur 1). Den finns både i oligotrofa och eutrofa vatten lika väl som kalla och varma vatten (Hansson 1985). För tillfället finns tre olika arter under släktet *Perca*, gul abborre (*Perca flavescens*), europeisk abborre (*Perca fluviatilis*) och Balkhash abborre (*Perca schrenki*). Gul abborre finns i Nordamerika och spridningen till övriga delar av landet har hindrats av bergskedjor, Rocky Mountains i väst och Mackenzie Mountains i norr (Cihär 1975). Balkhash abborre har en liten utbredning och har levt isolerad sedan tertiärtiden (Craig 2000). Naturligt finns den endast i Balkhash- och Alakolsjön som ligger i Kina och Kazakstan men den har introducerats till Uzbekistan och Kyrgistan (IUCN 2012). Den europeiska abborren har störst utbredning och har i öst förhindrats av Kolyma och Andayr bergen (Cihär 1975). Den europeiska abborren introducerades till Nya Zeeland år 1868 (Thomson 1922). I Sverige finns abborren i allmänhet över hela landet, förutom i fjällen. Den återfinns i kustområdet i hela Östersjön och i Bottniska viken (Persson 2011a). Den här rapporten behandlar endast Europeisk abborre (*Perca fluviatilis*).

1.3 Tusenbröder och gigantfas

I en sjö med ett tusenbrödrabestånd av abborre finns ett stort antal småvuxna och könsmogna abborrar. Abborrarna reproducerar sig varje år men på grund av hög kannibalism sker ingen, eller liten rekrytering till populationen. Detta kan påvisas med stor dödlighet av årsyngel trots en stor tillgänglighet av föda finns. För kannibalerna är energiutbytet väldigt litet eftersom de fångar årsynglarna när de är väldigt små (mindre än 15 mm). De äter istället till stor del djurplankton och bottenjur som har mindre energimängd och ger en liten maximalstorlek för kannibalerna: ett typiskt tusenbrödrabestånd. Efter ett antal år har tusenbrödraabborrarna en väldigt hög dödlighet. Det kan relateras till att de vuxit sig för stora för att överleva på små bytesresurser som djurplankton och bottenjur. Detta ger en minskad dödlighet för årsyngel vilket ger en större rekrytering av ettårig abborre till

beståndet. På grund av bättre förutsättningar för årsyngel blir deras energimängd tillräcklig för att de kvarvarande kannibalerna ska få en ökad tillväxt och en större maximal storlek. Denna fas kallas gigantfasen. Under gigantfasen producerar varje hona många romkorn, vilket gör att tillräckligt många årsyngel föds nästa år för att giganterna skulle fortsätta växa under ett antal år. De årsyngel som föds är bättre konkurrenter på djurplankton än de ettåriga abborrarna som överlevde från året innan. Detta leder i sin tur att ettåriga abborrar svälter ihjäl. Över tid minskar antalet stora abborrar på grund av naturlig dödlighet, det leder till minskade mängder romkorn och färre årsyngel som konkurrerar med ettårig abborre. Då överlever dessa ett år till och uppnå en sådan storlek att deras födoval skiljer sig tillräckligt från årsynglen att konkurrensen minskar. De tvååriga abborrarna utövar kannibalism på årsynglen som åter ger litet energiutbyte och sjön är tillbaka i tusenbrödrasfas. Provfiske efter årsyngel har visat att inom de första 20 dagarna kan hela 99% av alla abborryngel vara uppäten under ett tusenbrödrabestånd. (Persson 2011a)

Förekomst av tusenbrödrabestånd kan också bero på bristen av bentiska evertrebrater (Eschmeyer 1936, Thorpe 1977, Persson 1987).

Vid en storlek under 120 mm är andelen potentiellt fiskätande abborre 0 medan den vid längder över 180 mm är 1 (Holmgren m.fl. 2007). Detta innebär att ett tusenbrödrabestånd av abborre består till största del av individer kortare än 180mm. Att tillväxten på abborre bland tusenbröder stannar vid 140 mm har varit en slutsats i tidigare studier (Alm 1946).

De ekologiska karaktärerna undre och övre gräns för kannibalism, kannibalens gapbredd, maximal längd och vid vilken längd de byter till fiskdiet påverkar populationsdynamiken för kannibalistiska fiskpopulationer (tabell 1). Att den undre gränsen för gul abborre är lägre än för europeisk abborre innebär att årsynglen under en längre period kommer kunna konkurrera med kannibalerna om innan det finns en chans att bli uppäten. I Chrystal Lake leder detta till att vid en stark årsklass (många årsyngel) konkurreras de äldre abborrarna ut. Dessa årsyngel blir helt dominerande och kommer vara så till att de blir köns mogna efter 5-6 år. En skillnad mellan europeisk- och gul abborre är att i populationen för den gula abborre inte förekommer någon rekrytering av årsyngel mellan dessa cykler, för europeisk abborre skiljer sig visserligen antalet överlevande årsyngel mellan åren men det är alltid något årsyngel som klarar sig. Gäddan är den som tidigast växlar till fiskdiet och det leder till att den i en population tidigt kontrollerar antalet årsyngel som rekryteras. Då kan konkurrenskraften av starka årskullar avvärjas genom att gäddan tidigt kan fånga årsyngel. (Persson 2011a)

Tabell 1. Lägre och övre gränserna för kannibalism (bytets längd i procent av kannibalens längd), storlek för byte till fiskdiet och den maximala längden hos gul abborre, europeisk abborre och gädda (Persson 2011a).

Art	Undre gräns (%)	Övre gräns (%)	Gapbredd (mm) för en 300 mm stor individ	Storlek för byte till fiskdiet (mm)	Maximal längd (mm)
Europeisk abborre	5	45	33	110-160	450
Gul abborre	8	40	22	100-160	345
Gädda	3	60	37	45-100	1295

1.4 Ålder och tillväxt

Abborren ökar tio miljoner gånger i vikt från att den kläcks till att den är fullvuxen. Bytesstorlek ökar från 0,3 mm (djurplankton) – 100mm (fisk). Upp till två års ålder är tillväxten för honor och hanar lika men vid en vuxen ålder tenderar honor att ha en snabbare tillväxt (LeCren 1958). Abborrar kläcks som larv vid en storlek av ca 5 mm (Konstantinov 1957). Larverna lever under en kort period pelagiskt (svävar fritt omkring i sjön) (Wang och

Eckmann 1994) innan metamorfos (förvandling från larv till fisk) sker, då återvänder abborren till den litorala zonen, vilket ofta blir i slutet av sommaren (Byström m.fl. 2003). I det pelagiska skedet som larv lever abborren bland annat på alger, protozoer och cladocerer (Craig 2000). Som mindre fisk lever abborren på djurplankton och evertebrater. Senare i livet kan abborren utföra ett andra ontogenetiskt skifte (förändrat födobeteende under tillväxten) och växla från att äta evertebrater (bentivor) till att leva på fisk (piscivor) (Brönmark och Hansson 2005).

Fiskar har en förmåga att växa under hela sin livstid. Faktorer som påverkar tillväxt är bland annat tillgänglighet på föda, ljusmängd och temperatur. Abborrar och gäddor är tempererade mesotermier som överlever i väldigt varierande klimat. Fiskar kan också vara stenotermier med en optimal temperatur på 17°C (regnbåge) eller eurytermier med optimal temperatur runt 32 °C (karp) (Craig 2000). Abborrens fysiologiska optimaltemperatur för tillväxt ligger på 23°C (Melard m.fl. 1996) men tillväxt beroende av temperatur kan också variera på grund lokala anpassningar (Mandiki m.fl. 2004). Abborrens tillväxt och rekrytering har visat sig vara positivt kopplat till temperatur (LeCren 1958, Neuman 1976, Tolonen m.fl. 2003) och negativt relaterat till latitud (Heibo m.fl. 2005). Vid väldigt låga temperaturer kan abborren inte bryta ner föda och äter då nästan ingenting alls (Byström 2011), vid temperaturer under 10°C har abborren i det närmaste ingen tillväxt (Mooij m.fl. 1994).

För att analysera ålder och tillväxt hos fiskar kan man studera olika kalcifierade strukturer. Dessa kroppsdelar uppvisar vid tillväxt ett varierande mönster av till exempel ringar som skapas av dagliga, säsong- eller årliga förändringar i omgivningen (Campana 2001). Strukturer som kan ge information om ålder hos abborre är otoliter (fiskarnas balans- och hörselsystem), cleithrum (ett ben i skuldergördeln), kotor, fjäll och fenor (Craig 2000). Vid analyser av fjäll och fenor behöver fisken inte offras för att bestämma ålder medan vid de andra metoderna måste abborren avlivas innan analys. Att bestämma ålder genom studier av gällocket hos abborrar är väldigt lämpligt och kan i vissa studier med fördel användas istället för fjäll (Bardach 1955).

Åldersanalyser av gällock för abborre upprättades av (LeCren 1947). En bred grumlig zon visar tillväxten under sommaren. När tillväxten minskar under höst och vinter blir denna zon gradvis mer och mer genomskinlig för att i princip vara helt genomskinlig på slutet. Denna helt genomskinliga zon är oftast mycket kortare än den zon som bildas under sommaren. När tillväxten sedan tilltar vid våren igen sker en tvär övergång från den korta genomskinliga zonen till en opak zon. Dessa två zoner tillsammans visar ett år av abborrens liv (figur 6). Ibland kan tillväxten avta vid sommarhalvåret och det kan då bildas en genomskinlig zon som inte kommer under vinterhalvåret. Det brukar kallas falsk årsring och kan urskiljas genom att den börjar skarpt, istället för gradvis, och avslutar skarpt. (Craig 2000)

1.5 Leken

Fortplantningsbeteendet för fiskar kallas lek och under leken återvänder fiskar till yngelplatserna för att reproducera sig. Även abborrar återvänder i viss del till deras födelseplats (Wenngren 2001). Leken påbörjas på våren när vattentemperaturen passerat 7-8°C (Heibo 2003). Lekperioden kan variera på grund av temperatur, en ökning av temperatur stimulerar lek och kortar ner perioden medan en minskning av temperatur kan förlänga perioden med över en månad (Gillet och Dubois 1995). När abborren har kommit till lekområdet lägger honan all sin rom, där äggen sitter ihop med ett gelémembran, i en enda lång sträng på grunt vatten, vid någon typ av vegetation (Treasurer 1981). Denna sträng

befruktas av närliggande hanar och det kan vara flera stycken som befruktar samma romsträng (Thorpe 1977). Det är viktigt att hanarna kommer nära vid befruktning eftersom abborrsperma endast är duglig ett par minuter efter spridning (Lindroth 1947). Om parningsplatsen är utsatt för hög vind kan rommen spolat upp på strandkanten och förstöras (Thorpe 1977). Antalet ägg som en hona kan lägga påverkas av tillgängligheten på föda eller energiintaget för abborre (Baccante och Reid 1988). En hona kan bära på över tvåhundra tusen ägg och under en livstid på ca 20 år kan hon lägga flera miljoner ägg (Wenngren 2001). Kvaliteten på ägg kan variera med mängden på föda, till exempel lade gös i Volga fler ägg med en lägre fetthalt året då det varit dåligt med föda jämfört med året då det fanns gott om föda (Kuznetsov 1982). Vid riktigt dåliga förhållanden kan utvecklingen av oocyter försenas och honan kan då missa nästa års lek (Craig 2000). Finns inte tillräckligt med lagrad energi i de somatiska vävnaderna innan vintern kan honor dö på grund av den mängd energi som under vintern går till äggutveckling (Newsome och Leduc 1975).

1.6 Gonader

Oftast är det väldigt svårt att bestämma kön på abborrar med hjälp av yttre studier. Vid lek finns en viss möjlighet att bestämma kön endast genom att studera utsidan på abborrar, detta eftersom honor vid det tillfället är mer rundade och hanar vid hantering utsöndrar mjölke (sädesvätska). Ett enklare sätt att bestämma kön är genom att studera gonaderna på abborrarna. Gonader är fiskarnas reproduktionsdelar och man ser skillnad på könen eftersom hanens gonader delar sig i två medan honan endast har en del (figur 2). De allra minsta abborrarna kan vara problematiska att skilja åt då gonaderna är väldigt små och trådliknande för bägge könen men fortfarande har hanen den delade änden.



Figur 2. Gonader från abborre, hane (till vänster) och hona (till höger).

För att fisken ska kunna utveckla gonader krävs energi utöver den som används till överlevnad och metabolism (Ferroni m.fl. 1992). För abborrar kan det vara en väldigt stor del av energiupptaget som används till produktion av gonader. Till exempel kan det krävas 86% av all energi lagrad under ett helt år för att producera ägg (Craig 1977). Konsekvensen av att använda energi till att producera gonader kan bli minskad tillväxt och sämre överlevnad. På grund av den energikrävande processen för utveckling av gonader sker den största delen av utvecklingen i Sverige under sommarhalvåret, då temperaturoptimum (där skillnaden mellan maximalt födointag och ämnesomsättningen är som störst) för abborre är över 20°C (Byström 2011). Utveckling av oocyter (äggceller) för abborrar i norra Europa startar i augusti (Le Cren 1951) och vitellogenesis (när äggcellerna förses med näringsämnen) pågår från september till april-maj när fisken är redo för att leka. För en optimal mognad av gonaderna kräver gul abborre en sammanhängande period på 6 månader med en temperatur runt 6°C (Hokanson 1977). Abborrens optimala temperatur för utveckling av embryon ligger på 13°C (Saat och Veersalau 1996). En alldeles för hög temperatur kan för ett antal sötvattenfiskar, däribland abborre, ge icke fungerande gonader och tillbakadragning av ägg (Lukšiene 1986). Icke köns mogna honors gonader har en konstant vikt på ca 0.5% av totalvikten på abborren medan det på en köns mogen fisk ligger mellan 1% upp till ca 23% (LeCren 1951).

1.7 Könsmognad

Honor blir könsmogna vid 3-5 års ålder och hanar mognar ungefär ett år tidigare (Persson 2011a). Är det dålig tillväxt kan mognadsåldern bli ännu högre (Alm 1959). Hanar når könsmognad vid en längd på ungefär 5-12cm och en vikt på 10-60 g medan honor har en storlek på ungefär 12-18 cm och en vikt på 20-240g (Thorpe 1977). Abborrar som könsmognar före andra abborrar vid samma ålder är i genomsnitt längre än de som inte når könsmognad (LeCren 1958). Mellan olika årskullar och populationer sker könsmognad tidigare i fisk som växer långsamt än snabbväxande fisk vilket kan bero på genetiska faktorer (Alm 1953, 1959). Eftersom tillväxten påverkar när könsmognad sker har predationen, som påverkar abborrens tillväxt, ett stort inflytande på hur ålder vid könsmognad förändras (Heibo och Magnhagen 2005). Vid vilken ålder fisken könsmognar har stor betydelse för hur lyckosam reproduktionen blir, detta eftersom de tillväxer hela livet och fiskars fertilitet ökar exponentiellt med storleken (Stearns 1992). Eutrofiering som ökar tillväxten har lagt fram som förklaring på minskad ålder vid könsmognad (Hartman 1974). Hur utseendet på honabborrens ovarie ändras beroende på vilken mognadsstadie fisken är i visas i tabell 2.

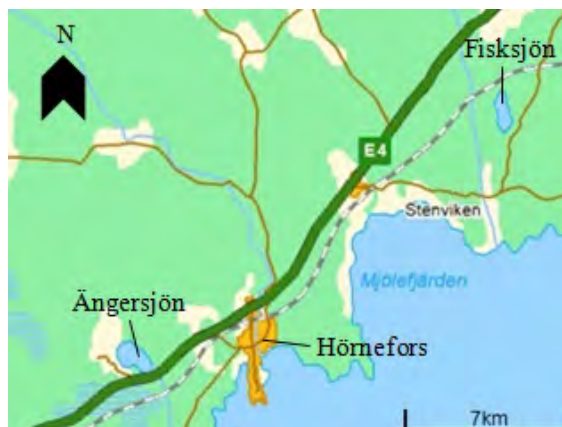
Tabell 2. Ovariets utseende vid olika faser av utveckling (Treasurer och Holliday 1981). Foto: Christian Andersson

Mognadsstatus	Utseende	
Ej könsmogen	Litet trådliknande organ som ligger under blåsan. Inga oocyter synliga.	
Påbörjad könsmognad	Små rosa päronformade organ. Inga oocyter synliga.	
Utveckling (tidig)	Äggstock är opak och rödliknande på grund av blodkapillärer. Ägg är vitliknande och gryniga.	
Utveckling (sen)	Äggstocken är röd och opaka ägg är urskiljbara. Äggstockar tar upp ca två tredjedelar av kroppshålan.	
Gravid	Äggstock fyller den ventrala hålan. Äggen är helt runda och är nästan genomskinliga ett par dagar innan leken.	
Vid leken	Rommen löper med lätt tryck, de flesta äggen genomskinliga men en del gryniga ägg finns kvar i äggstocken.	
Förbrukad	Äggstock är tom, slapp och röd. Den tar upp ca två tredjedelar av kroppshålan, äggstocksvägg är tjock och tålig. Ett antal resterande oocyter kan vara synliga.	
Vilande	Äggstock grå-röd, den är mer fast än vid det förbrukade stadiet och är ungefär hälften av kroppshålan i längd. En del kvarvarande oocyter kan vara synliga.	

2. Material och metod

2.1 Lokaler

Två sjöar, Fisksjön och Ängersjön, i närheten av Umeå (figur 3) har provfiskats ett antal år i följd. Ängersjön är uppdelad i två delar, allt provfiske ägde rum i den delen som kallas Östersjön. Ängersjön är lite större och har ett större maxdjup än Fisksjön. Fisksjön har däremot lite högre medeldjup (tabell 3).



Figur 3. Karta över området för studien.

Tabell 3. Ängersjöns och Fisksjöns egenskaper (Magnhagen m.fl. under tryckning).

Sjö	Koordinater (SWEREF99 TM)	Area (km ²)	Medeldjup (m)	Maxdjup (m)
Fisksjön	7063982, 737827	0.75	1.9	3.1
Ängersjön	7074344, 753634	1.45	0.9	3.5

2.2 Insamling av abborre

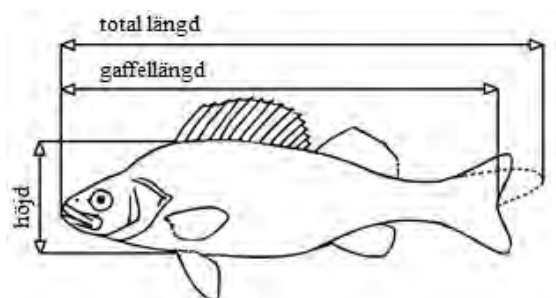
Material som användes i fält: Standardiserade provfiskenet (1.8x45 m i nio olika maskstorlekar (10, 12, 15, 19, 24, 30, 38, 47, och 60 mm).

Fem provfiskenet lades ut i Ängersjön och Fisksjön vid två tillfällen under 2011, det första provfisket gjordes 24-26 maj, det andra 5-7 september. Näten placerades slumpmässigt ut på botten vid ett flertal olika djup. Alla abborrar som fångades lades i påsar märkta med vilket datum och vilken sjö de fångats i, sen placerades dessa i en frys.

2.3 Analys av storlek och ålder

Under laboratoriearbetet användes: Våg Kern 440-47, linjal, skjutmått, sax, stereolupp Leica MS5 (6-40x förstoring), kamera, aluminiumform, mjuk pincett, hård pincett

Abborrarna plockades ut ur frysen dagen innan undersökning påbörjades. Alla abborrar vägdes först till en noggrannhet av 0.1 g. De mättes sen från den främre spetsen av käken till den distala änden av längsta stjärtfenan (figur 4) med hjälp av en modifierad linjal, det fanns ett lodrätt stopp vid 0 mm där käkspetsen placerades, till närmaste millimeter. Abborrarnas höjd mättes vid främre delen på första bukfenan till toppen på dorsalen med ett skjutmått till närmaste hela millimeter.



Figur 4. Hur total längden, gaffellängden och höjden mäts. (efter Matschie m.fl. 1909)

Gonader från abborrarna togs sedan ut och i det läget kunde kön och mognadsstatus bestämmas med stöd av (Treasurer och Holliday, 1981, se tabell 2). Gonaderna vägdes sen till en noggrannhet av 0.1 g. De gonader som var svår att bestämma köns- och mognad på



Figur 5. Gonad från ej könsmogen hona sedd genom stereolupp, 3 år.

placerades i en aluminiumform för en undersökning under stereolupp (figur 5). Abborrarna vägdes när gonaderna avlägsnats för att få den somatiska vikten. Därefter togs ett gällock bort från abborrarna med hjälp av en sax. Gällocken spolades under varmt vatten för att lättare kunna rengöra dem. Gällocken torkades på papper under resten av labbarbetstiden och analyseras sedan under stereolupp för att kunna bestämma ålder med stöd av (LeCren 1947). Åldern bestämdes genom att studera årsringarna som bildas på gällock vid förändring av tillväxt (figur 6). Efter bestämning placerades gällocken i kuvert märkta med sjö, datum, fisknummer, ålder, kön och könsmognad. De fiskar

som analyserats kommer jämföras med ett annat data-set från år 2000 där liknande studier gjorts på samma sjöar (Heibo och Magnhagen 2005).

2.4 Statistiska metoder.

För bestämning av ålder vid könsmognad användes logistisk regressionsanalys (Trippel och Harvey 1991), där könsmogen/ej könsmogen användes som variabel i nominellkategori för att bestämma ålder och storlek när 50% av abborrpopulationen i varje sjö var könsmogna. För att testa skillnader mellan sjöar och år användes multipel logistisk regressionsanalys. Programmet som användes för statistiska analyser var JMP (SAS institute, Cary, NC, USA, 1989). Eftersom det inte förelåg någon signifikant skillnad ($p < 0.0001$) mellan mognadsålder för maj- och septembervärden från data år 2011 jämförs de tillsammans mot data år 2000 som endast kommer från maj. I de jämförelser som innefattar längd, höjd och vikt används endast majvärden från år 2011 för att få en korrekt jämförelse. Under provfisket år 2000 lades fler nät ut än år 2011, detta gör att antalet fisk inte blir jämförbart mellan åren. Däremot antas fångsten visa fördelningen av populationen på ett sådant sätt att livshistoriekaraktärerna blir representativa. "Indicator variable regression" (Kleinbaum och Kupper 1978) användes för att testa för effekter mellan längd, ålder och sjö och deras interaktioner. Genom att jämföra lutningen på regressionen mellan längd och ålder kunde statistiska värden fås fram, visande på eventuella skillnader i tillväxt och kroppsform.



Figur 6. Gällock från abborre fångad i september. Ett 0.5mm blyertsstift ligger vid sidan av. Ålder 6, längd 236mm.

3. Resultat

Under provfisket i Fisksjön 2000 fångades 1263 fiskar. Antal gäddor som fångades var 7, antal mört 331 och antal abborrar 925 (Magnhagen och Heibo 2001). I Ängersjön år 2000 fångades 457 individer. Antal gäddor var 15, antal mört 9 och antal abborrar var 433. Den totala fångsten av abborre (*Perca fluviatilis*) under provfisket i Fisksjön och Ängersjön 2011 blev 444 individer varav 244 var honor, 8 obestämbara och resten hanar. I Fisksjön fångades 306 abborrar och i Ängersjön fångades 138 abborrar. Inga gäddor fångades i Fisksjön 2011, medan 1 fångades i Ängersjön 2011. Antal mört som fångades år 2011 var i Fisksjön 124 och i Ängersjön 271. (Tabell 4)

Tabell 4. Fångsterna från provfisken år 2000 och 2011. Fördelat på antal abborrar (*Perca fluviatilis*), gäddor (*Exos lucius*), mört (*Rutilus rutilus*).

	Abborrar	Gäddor	Mört
Fisksjön 2000	925	7	331
Fisksjön 2011	306	0	124
Ängersjön 2000	433	15	9
Ängersjön 2011	138	1	271

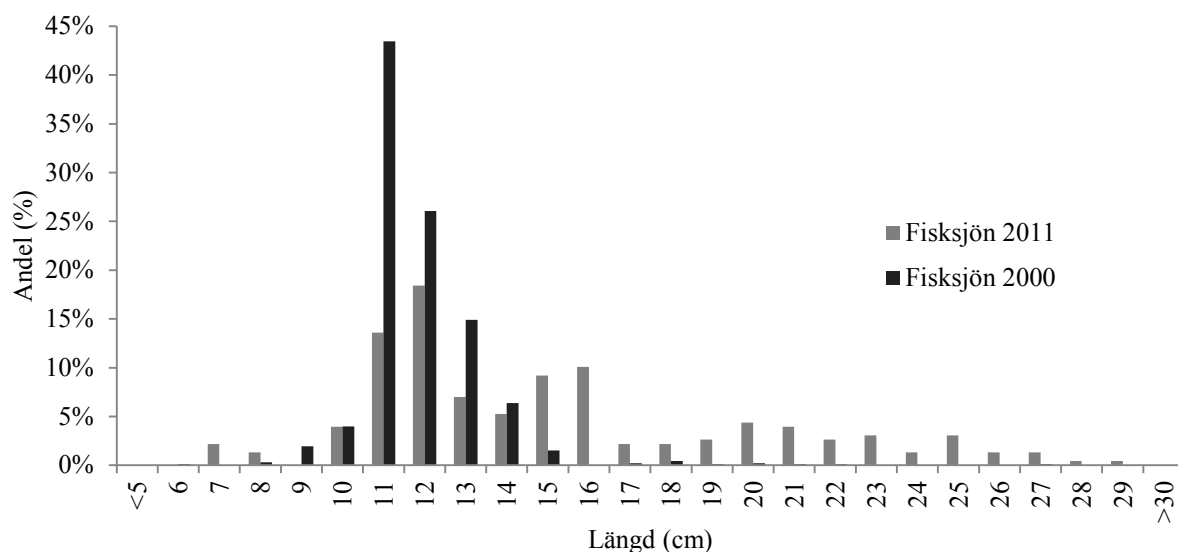
I Fisksjön år 2000 var 29% av abborrarna honor och 61% av dessa var ej könsmogna. I Fisksjön 2011 är ungefär hälften av fångsten honor och ca en tredjedel av dessa är ej könsmogna. Medellängden för honabborrarna i Fisksjön skiljer sig mellan år 2000 och 2011 med ca 49 mm. Medellängden för hanabborrarna i Fisksjön skiljer sig ca 69 mm mellan år 2000 och år 2011. Medelåldern för honabborrarna i Fisksjön skiljer sig 0.6 år. Medelåldern för hanarna i Fisksjön skiljer sig 1.6 år. Andelen honor av abborre vid provfisket år 2000 i Ängersjön är 15% och ca 10% av dessa var inte könsmogna. Fångsten av abborre i Ängersjön 2011 bestod till 65% av honor och ungefär 14% av honorna är ej könsmogna. Skillnad i medellängd för honor mellan Ängersjön 2000 och 2011 är 21.8 mm. Hanabborrarnas medellängd skiljer sig med 36 mm. Honabborrarnas ålder skiljer sig 1 år där de är äldre i fångsten från 2011. Medelåldern för hanabborre mellan 2000 och 2011 skiljer sig endast med 0.3 år. (Tabell 5)

Tabell 5. Antal hon- och hanabborrar, ej könsmogna honor (ej KM), medelvärde (\pm standardavvikelse) av längd (mm) och ålder (år) för abborre fångade i Fisksjön och Ängersjön åren 2000 och 2011. Skillnader mellan år testades med t-test.

	Honor				Hanar		
	n Ho	Ej KM	Längd	Ålder	n Ha	Längd	Ålder
Fisksjön 2000	266	164	117.4 \pm 18.4	3.8 \pm 1.5	659	112.1 \pm 14.3	3.6 \pm 1.2
Fisksjön 2011	154	50	166.6 \pm 56.5	4.4 \pm 2.4	152	181.3 \pm 42.5	5.2 \pm 2.4
Ängersjön 2000	65	9	234.9 \pm 49.9	6.2 \pm 2.4	368	194.7 \pm 39.9	5.3 \pm 1.8
Ängersjön 2011	90	13	213.1 \pm 65.5	7.2 \pm 3.2	48	159.1 \pm 42.0	5.6 \pm 2.7

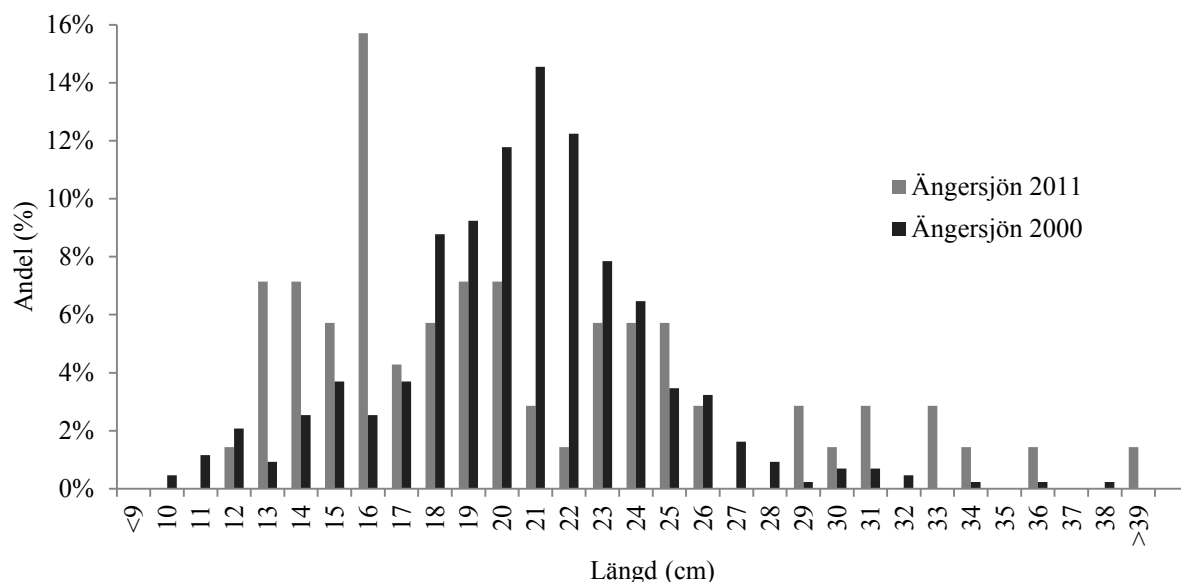
Resultat t-test

		Längd		Ålder	
Fisksjön 2000/2011	t	12.9	4.4	23.8	7.5
	p	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Ängersjön 2000/2011	t	2.3	3.2	6.9	1.1
	p	0.026	0.0019	<0.0001	0.26



Figur 7. Andelen abborrar i Fisksjön under maj månad fördelat i olika längdklasser med 1cm intervaller. Svarta stolpar visar Abborrar fångade år 2000 och grå stolpar visar abborrar fångade år 2011.

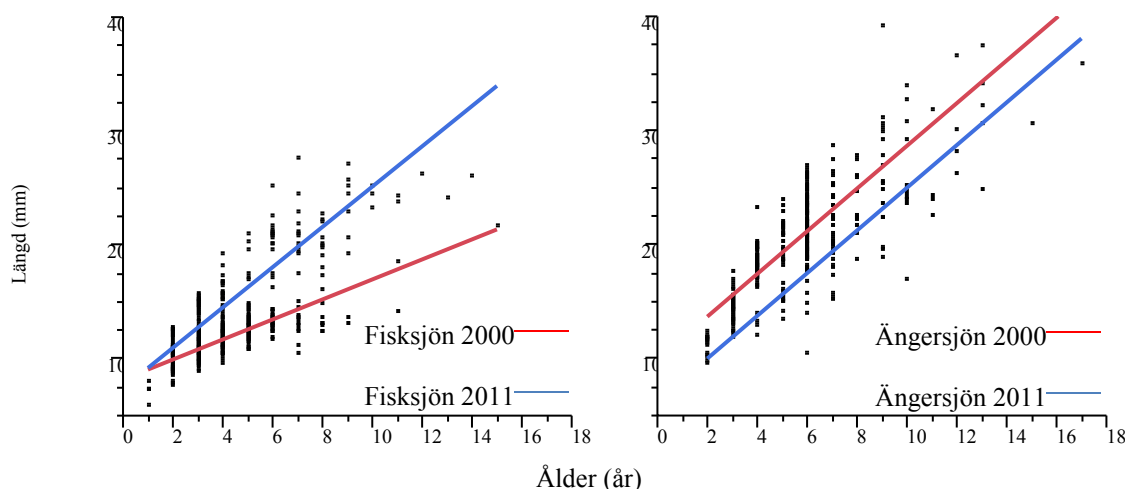
Den största delen av abborrarna fångade år 2000 i Fisksjön återfinns i intervallerna 11-13cm (84.4%), medan det i Fisksjön 2011 endast är 39.0% i samma intervall. Den enskilt högsta andelen av abborrarna från 2000 ligger i längder på 11 cm (43.5%) och från 2011 ligger högsta andelen i längder på 12 cm (18.4%). Fiskarna fångade 2011 har en mer jämn utspridd längd. I längder på 15 och 16 cm finns ca 19.3% av abborrarna från 2011 medan det från år 2000 finns 1.5% av abborrarna inom det intervallet. Från fångsten 2011 är det fler längre fiskar även om en abborre från 2000 var 26.1cm lång. Kortaste abborren år 2000 återfanns i längder på 6 cm (0.11%) och för år 2011 på 7 cm (2.19%). Median för år 2000 är 11.1 cm och för år 2011 13.8 cm (figur 7).



Figur 8. Andelen abborrar i Ängersjön under maj månad fördelat i olika längdklasser med 1cm intervaller. Svarta stolpar visar abborrar fångade år 2000 och grå stolpar visar abborrar fångade år 2011.

I Ängersjön är andelen abborrar fördelat över längd relativt likartade. Den enskilt högsta andelen år 2000 var i längder på 21 cm (14.6%) medan det år 2011 var i längder på 16 cm (15.7%). Längsta fisken under år 2000 återfanns i längder på 38 cm och den längsta från 2011 var i längder på 39 cm. Den kortaste abborren från år 2011 fanns i längder på 12 cm

och för år 2000 på 10 cm (0.46%). Median för år 2000 är 20.3 cm och för år 2011 är 18.4 cm (figur 8).



Figur 9. Korrelationer mellan längd och ålder för abborrar i Fisksjön (till vänster) år 2000 och 2011 (ålder*år $t=18.5$, $p<0.0001$, $r^2=0.79$) och Ängersjön (till höger) år 2000 och 2011 (ålder*år $t=0.08$, $p=0.93$, $r^2=0.72$).

Mellan 2000 och 2011 är det en signifikant skillnad ($p<0.0001$) på hur längden förändras med ålder i Fisksjön. Under 2011 är abborrarna i Fisksjön lite längre vid en viss ålder än vad de är vid samma ålder år 2000 och skillnaden ökar ju äldre abborrarna blir, dvs. de har en snabbare tillväxt. I Ängersjön föreligger ingen signifikant skillnad ($p=0.93$) på hur längden förändras med åldern. Där är abborrarna från år 2000 längre vid en viss ålder än vad de är vid samma ålder år 2011, men skillnaden ökar inte med ålder, dvs. de har lika tillväxt. Det är ingen skillnad i tillväxt mellan Fisksjön och Ängersjön år 2011 ($t=0.42$, $p=0.68$). Däremot finns en signifikant skillnad i tillväxt mellan Fisksjön och Ängersjön år 2000 ($t=10.14$, $p<0.0001$) (figur 9).

Ålder, längd och vikt vid könsmognad i de olika sjöarna kan ses i tabell 6. Abborren i Ängersjön har en mognadsålder på 4.3 års ålder år 2011 och 3.6 års ålder år 2000 vilket inte är signifikant skilt ($\chi^2=3.2$, $p=0.074$). Längden för abborre vid mognad i Ängersjön skiljer sig ca 30 mm mellan åren ($\chi^2=5.1$, $p=0.024$). Vid vilken vikt abborrarna mognar är signifikant skilt mellan år 2000 och 2011 i Ängersjön ($\chi^2=5.4$, $p=0.020$). Abborren i Fisksjön mognar tidigare år 2011 än år 2000 ($\chi^2=24.0$, $p<0.0001$). Abborren är något längre vid könsmognad i Fisksjön år 2011 än år 2000 men det skiljer sig inte signifikant ($\chi^2=2.3$, $p=0.13$). Vid vilken vikt som abborrarna könsmognar i Fisksjön år 2000 och år 2011 är inte signifikant skilda ($\chi^2=2.6$, $p=0.11$).

Tabell 6. Beräknad ålder, längd och vikt ($\pm 95\%$ CL) när 50% av honabborrarna i populationen når könsmognad.

Sjö	N	Ålder (år)	Längd (mm)	Vikt (g)
Fisksjön 2000	266	3.7 (3.5-3.8)	117.5 (116.3-119.1)	14.9 (14.4-15.5)
Fisksjön 2011	154	3.1 (2.8-3.4)	128.8 (120.9-137.0)	21.6 (17.0-28.1)
Ängersjön 2000	65	3.6 (2.2-4.2)	172.6 (135.9-196.6)	58.1 (38.5-77.7)
Ängersjön 2011	90	4.3 (3.2-4.8)	142.9 (130.9-150.7)	28.5 (0-42.1)

4. Diskussion

När Fisksjön växlar populationsstruktur till gigantfas från tusenbröder blir åldern för könsmognad hos abborren signifikant lägre. Teorier om livshistoria förutsäger att snabb tillväxt leder till tidig könsmognad (Roff 1992, Stearns 1992). Något som påverkar hur snabb tillväxt fisken har är konkurrens, både inom arten och mellan arter. Abborren verkar kunna anpassa sig rätt bra och klara olika sorters konkurrens eftersom den finns i stora delar av världen (figur 1). Till exempel måste den kunna anpassa sig till att leva med andra fiskar, i tabell 4 ser vi att det finns både gädda och mört i Ängersjön och Fisksjön. Abborre och mört kan inte samexistera som enda arter i en sjö, utan enda möjligheten är en närvaro av gädda som toppredator med preferens för abborre, annars slås mört ut (Persson 2011b). Vi kan se att det finns gädda i både Ängersjön och Fisksjön vilket kan förklara att mört finns i bägge sjöarna. Abborrens tillväxt är ofta negativt korrelerat till antalet mört (Linløkken 2008), det tyder på att interspecifika interaktioner mellan mört och abborre påverkar abborrens överlevnad och fekunditet. Eftersom det är fler mört i Ängersjön 2011 än i Fisksjön 2011 borde abborrarna där ha en lägre tillväxt, på grund av konkurrens, dock kunde ingen skillnad i tillväxt styrkas i resultaten. Att ingen skillnad föreligger kan bero på att fångstantalen av mört inte representerar antalet mört som egentligen lever i sjöarna, eller att resurser inte är begränsande i Ängersjön. Det kan också bero på att storleken av mört är mycket mindre i Ängersjön än i Fisksjön, så mört kan också fungera som ett byte för stora abborrar (Magnhagen pers. komm. 2012). Då skulle i stället tillväxten öka för en del av abborrarna. Många små mört innebär dock en högre konkurrens för mindre abborrar och tillväxten för dessa kan kanske påverkas negativt. Även ålder för könsmognad är kopplat till tätheten av mört (Persson 1990), troligtvis på grund av den minskade tillväxten vid hög konkurrens. Den högre åldern för könsmognad i Ängersjön jämfört med Fisksjön år 2011 skulle kunna förklaras med att det är fler mört i den sjön och abborren är därför utsatt för högre konkurrens. Eftersom det är svårt att veta hur konkurrenssituationen i sjön riktigt ser ut är konkurrens problematisk att använda som förklaringsmetod för hur förändringar i livshistoriekaraktärer sker.

Enligt (Heibo 2003) finns det ingen skillnad i maxålder mellan tusenbröder och gigantfas vid jämförelse mellan olika populationer. Inom populationer kan kanske situationen vara en annan. Både honors och hanars ålder och längd har ökat i Fisksjön från år 2000 till 2011 (tabell 5). Att både honor och hanars ålder ökat signifikant i Fisksjön kan bero på slumpmässiga faktorer under fisket. Det skulle också kunna förklaras i att abborrarna vid en högre tillväxt hinner bli tillräckligt stora för att undvika den längd där störst predationsrisk föreligger.

Procentuellt sett har skillnaden i ålder och längd hos abborre mellan Ängersjön och Fisksjön minskat vilket visar på att populationsstrukturen förändrats. Tittar man på figur 7 kan man se att flest abborrar i Fisksjön år 2000 är mellan 110 och 140 mm långa, eftersom abborre ibland stannar i tillväxten vid 140 mm i ett tusenbrödrabestånd (Alm 1946), ger den indikationer på att Fisksjön år 2000 bestod av tusenbröder. Studerar man fördelningen av abborre i Fisksjön 2011 syns det tydligt att fler abborrar är längre än 140 mm. Enligt (Holmgren m.fl. 2007) lever de abborrar som är över 180 mm till stor del på fisk. Innan dess äter tusenbröderna också stor del av ynglen, men med få gäddor i sjön och utan större individer närvarande blir inte tusenbröderna uppätta. Gapstorleken bestämmer vilken storlek som fisken kan inmundiga (Persson 2011b). Vid år 2000 fanns det endast 0.65% av abborrarna i en storlek över 180 mm medan det år 2011 var 26.8% av abborrarna som var i den storleken i Fisksjön. Detta ger indikationer på att Fisksjön 2011 bestod av giganter. Att

det sker en cyklisk förändring i Fisksjön kan styrkas med observationer som gjorts av Umeå kommun i tidigare provfisken. Från 1993 till 2007 hade antalet abborrar ökat kraftigt samtidigt som medelvikten minskat vilket är tecken på att sjön år 1993 var i gigantfas och år 2007 hade ett tusenbrödrabestånd (Ahlström 2009).

Tidigare studier visar att i tusenbrödrabestånd sker könsnognad vid lägre ålder och kortare längd jämfört med piscivora populationer (Heibo 2003). Resultaten i tabell 6 visar på att könsnognaden när Fisksjön är i tusenbrödrabestånd mognar senare än vad den gör i gigantfas. Detta skulle kunna vara på grund av att abborren i Fisksjön år 2011 har en högre tillväxt (figur 9) och då könsnognar tidigare. Eftersom könsnognad är en trade-off mellan tillväxt och reproduktion kan kanske abborren mogna vid en yngre ålder utan att ha minskat sin längd och fekunditet vid könsnognad. Eftersom längden och vikten vid könsnognad i Fisksjön år 2011 inte skiljer sig i med den från år 2000 visar det på att abborren inte har förlorat något i tillväxt trots att den könsnognar vid en tidigare ålder. I Ängersjön skiljer sig inte åldern vid könsnognad mellan åren, däremot skiljer sig vid vilken längd och vikt abborren könsnognar mellan år 2000 och 2011. Detta kan bero på naturliga variationer inom sjön. Eventuellt har det varit mindre föda tillgänglig under de sista åren jämfört med åren innan år 2000. Eftersom det är väldigt få honabborrar, både till antal och procentuellt av populationen (tabell 5), som inte är könsmogna i Ängersjön år 2000 och 2011 är resultaten innehållande könsnognad mer osäkra än de för Fisksjön som hade fler replikat av ej könsmogna honor. Alla resultat för ålder, vikt och längd vid könsnognad ligger inom intervallet där det angivits att abborrar könsnognar vid, vilket tyder på att resultaten är trovärdiga. Ålder vid könsnognad kan variera inom populationer på grund av varierad tillgång i föda över ett antal år (Craig 2000). Det går inte utesluta att den lägre åldern vid könsnognad för abborrar i Fisksjön beror på grund av detta.

Hanar når könsnognad vid en lägre ålder än vad honor gör. Detta kan bero på att de troligen inte vinner lika mycket i reproduktionsframgång genom att vara stora som honorna gör, redan som små har de tillräckligt med mjölke för att kunna befrukta äggen. Eftersom hanarna mognar tidigare än honorna kommer de vid ett tidigare skede i livet lägga mer energi på gonaderna, vilket leder till en minskad tillväxt jämfört med honorna.

pH skulle kunna vara en bidragande orsak till variation inom livshistoriekaraktärer hos abborrar. Det har visat sig att efter ett år med högre pH under vår och sommar kan chanserna för en stark årskull öka (Linløkken 2008). Eftersom Fisksjön kalkats sedan 1991 och den enda observationen av pH under 6 var vintern 1998 (Ahlström 2009), kan pH strykas som bidragande faktor i Fisksjön. På liknande sett som pH har en högre temperatur under sommaren visat sig ge en stark årskull (Linløkken 2008). Temperaturen påverkar abborrars tillväxt som i sin tur påverkar könsnognad. Eftersom rekrytering är positivt kopplat till temperatur kan en variation i temperatur kan säkert skapa skillnader i ålder vid könsnognad mellan olika år. Predationstryck påverkar också abborrens könsnognad där mortalitet är negativt korrelerat till mognadsålder (Heibo 2003), det innebär att med en hög mortalitet blir ålder vid könsnognad låg. Vid hög predation kan en uttunning av abborrepopulationen ske, om resurser är begränsande får de överlevande abborrarna en bättre tillväxt och på så vis kan ålder vid könsnognad minska.

5. Slutsatser

Att förklara vad som påverkar förändringen på åldern vid könsmognad hos abborre (*Perca fluviatilis* L.) i Fisksjön är svårt. En sjö är ett väldigt stort ekosystem och för att verkligen urskilja alla faktorer krävs flertalet studier på hela sjön. Exempelvis skulle det vara intressant att se hur mängden växtplankton och zooplankton varierade, hur temperaturförändringen i sjön har sett ut under flera år, hur andra fiskpopulationer i sjön förändrats och om det skett någon förändring i omgivningen vid sidan av sjön. Nu har vi inte gjort det i denna studie utan endast studerat hur livshistoriekaraktärerna hos abborre förändrats. Vi kan se att åldern vid könsmognad hos abborren i Fisksjön minskat, men för att få säkra resultat på hur förändring av populationsstruktur påverkar könsmognad skulle det krävas att samma studier utförs under flera år. Helst skulle populationen få genomgå samma förändring ett par gånger till för att säkerställa att det inte är andra faktorer, som till exempel temperaturskillnad, tillgänglig föda eller endast slumpen som avgör skillnader som uppstår. Ett alternativ är att studera flera liknande sjöar där cykler mellan tusenbrödra- och gigantfas återfinns. För att öka säkerheten i studierna rekommenderar jag att provfisken utförs i september eftersom skillnaden för könsmogen och ej könsmogen abborre är väldigt tydlig under den perioden.

6. Referenser

- Ahlström, J. 2009. Förurning och kalkning av sjöar och vattendrag i Västerbottens län – Årsrapport 2008. Länsstyrelsens tryckeri. Sidantal:46. Bilaga 20.
- Alm, G. 1946. Reasons for the occurrence of stunted fish populations (with special regard to the perch). *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 25:1-146.
- Alm, G. 1953. Maturity, mortality, and growth of perch (*Perca fluviatilis*) grown in ponds. *Rep. Inst. Freshw. Res.*, 38:5-69.
- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 40:5-145.
- Baccante, D. A. och Reid, D. M. 1988. Fecundity changes in two exploited walleye populations. *North American Journal of Fisheries Management*, 8:199-209.
- Bardach, J. E. 1955. The Opercular Bone of the Yellow Perch, *Perca flavescens*, As a Tool for Age and Growth Studies. *Copeia*, 2:107-109.
- Brönmark, C. och Hansson, L. A. 2005. The biology of lakes and ponds. Second edition. Oxford University press. Oxford. 285 sidor.
- Byström, P., Persson, L., Wahlstrom, E. och Westman, E. 2003. Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *Journal of Animal Ecology*, 72:156-168.
- Byström, P. 2011. Vad bestämmer tillväxten hos fisk? I: L. Persson (red.): *Ekologi för fiskevård* (s. 26-45). Ödeshög: Sveriges Sportfiske- och Fiskevårdsförbund, Sportfiskarna.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59:197-242.
- Carlstrand, H. 2002. *Hippoglossus hippoglossus* hälleflundra. Artdatabanken, SLU. (http://www.artfakta.se/Artfaktablad/Hippoglossus_Hippoglossus_102145.pdf)
- Cihār, J. 1975. Geographical and ecologic variability of perch (*Perca fluviatilis* L.) and history of its distribution from Eurasia to North America. *Acta Musei Nationalis Pragae*, XXXI B 1-2:5-89.
- Craig, J. F. 1977. The body composition of adult perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere with reference to seasonal changes and reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 46:617-32.
- Craig, J. F. 2000. *Percid fishes: Systematics, ecology and survival*. Blackwell Science, Oxford, UK. 352 sidor.
- Eschmeyer, R.W. 1936. Some characteristics of a population of stunted perch. Michigan Acad. Sci. Arts Let, 22:613-678.
- Ferroni, J. M., Bau, F., Parent, J. P. och Vellas, F. 1992. Variations of somatic components in perch (*Perca fluviatilis*) from Pareloup Lake (Aveyron, France). *Ichthyophysiological Acta*, 15:69-78.
- Gillet, C. och Dubois, J. P. 1995. A survey of the spawning of perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), and roach (*Rutilus rutilus*), using artificial spawning substrates in lakes. *Hydrobiologia*, 300/301:409-415.
- Hansson, S. 1985. Local growth differences in perch (*Perca fluviatilis* L.) in a Baltic archipelago. *Hydrobiologia*, 121:3-10.
- Hartman, J. 1974. Der Barch (*Perca fluviatilis*) im eutrophierten Bodensee. (MS.) Langenargen, Staatl. Inst.f. Seenforschung, 27 sidor.
- Heibo, E. 2003. Life-history Variation and age at Maturity in Eurasian Perch (*Perca fluviatilis* L.) Doktorsavhandling, Department of Aquaculture.SLU, Umeå.

- Heibo, E. och Magnhagen, C. 2005. Variation in age and size at maturity in perch (*Perca fluviatilis* L.), compared across lakes with different predation risk. *Ecology of Freshwater Fish*, 2005: 14:344–351.
- Heibo, E., Magnhagen, C. och Vollestad, L. A. 2005. Latitudinal variation in life-history traits in Eurasian perch. *Ecology*, 86:3377–3386.
- Holmgren, K., Kinnerbäck, A., Pakkasmaa, S. Bergquist och B. Beier, U. 2007. Bedömningsgrunder för fiskfaunans status i sjöar. *Finfo* 2007:3, Fiskeriverket.
- IUCN. 2012. Balkhash perch. <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/40709/0> 2012-05-30.
- Kleinbaum D. G. och Kupper L. L. 1978. Applied regression analysis and other multivariable methods. – Duxbury Press.
- Konstantinov, K. G. 1957. Sravtelnyi analiz morfologii i biologii okunya, saduka i bersha na raznykh etapakh razritiya. *Trudy Institut Morfologii Zhivotnykh Akademii Nauk, SSSR*. 16:181–236.
- Kuznetsov, V. A. 1982. Vliyanie usloviy nagula na plodovitost' i kachestvo irka bersha, *Stizostedion volgensis* (Gmelin) (Percidae), Kujbyshevskogo Vodokhtanilishcha. *Vosprosy Ikhtiologii*, 22:599–607.
- LeCren, E. D. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. *Journal of Animal Ecology*, 16:188–204.
- LeCren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20:201–19.
- LeCren, E. D. 1958. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *Journal of Animal Ecology*, 27:287–334.
- Lindroth, A. 1947. Time of activity of freshwater fish spermatazoa in relation to temperature. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 25:165–8.
- Linløkken, N. A. 2008. Population ecology of perch (*Perca fluviatilis*) in boreal lakes. Dissertation, Faculty of Social and Life Sciences. Karlstad.
- Magnhagen, C. och Heibo, E. 2001. Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. *Functional Ecology*, 15:754–762.
- Magnhagen, C. och Heibo, E. 2004. Growth in length and in body depth in young-of-the-year perch with different predation risk. *Journal of Fish Biology*, 64:612–624.
- Magnhagen, C., Hellström, G., Borcherting, J. och Heynen, M. under tryckning. Boldness in two perch populations long-term differences and the effect of predation pressure. *Journal of Animal Ecology*.
- Magnhagen, C. pers. komm. 2012. Magnhagen, Carin, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Umeå.
- Mandiki, S. N. M., Blanchard, G., Melard, C., Koskela, J., Kucharczyk, D., Fontaine, P. och Kestemont, P. 2004. Effects of geographic origin on growth and food intake in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) juveniles under intensive culture conditions. *Aquaculture*, 229:117–128.
- Melard, C., Kestemont, P. och Grignard, J. C. 1996. Intensive culture of juvenile and adult Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.): effects of major biotic and abiotic factors on growth. *Journal of Applied Ichthyology*, 12:175–180.
- Mooij, W. M., Lammens, E. H. R. R. och Van Densen, W. L. T. 1994. Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size, and food in shallow eutrophic Lake Tjeenkemeer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51:516–26.
- Neuman, E. 1976. The growth and year-class strength of perch in some Baltic archipelagos, with special reference to temperature. *Report from Institute of Freshwater Research. Drottningholm*, 55:51–70.

- Newsome, G. E. och Leduc, G. 1975. Seasonal changes of fat content in the yellow perch. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32:2214-21.
- Persson, L. 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos*, 48:148-160.
- Persson, L. 1990. A field experiment on the effects of interspecific competition from roach, *Rutilus rutilus* (L.), on age at maturity and gonad size in perch, *Perca fluviatilis* L. *Journal of Fish Biology*, 37:899-906.
- Persson, L. 2011a. Gapstorleken hos kannibalen bestämmer populationsdynamiken. I: L. Persson (red.): *Ekologi för fiskevård* (s. 62-81). Ödeshög: Sveriges Sportfiske- och Fiskevårdsförbund, Sportfiskarna.
- Persson, L. 2011b. Varför mört och abborre inte kan samexistera. I: L. Persson (red.): *Ekologi för fiskevård* (s. 150-161). Ödeshög: Sveriges Sportfiske- och Fiskevårdsförbund, Sportfiskarna.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, New York
- Saat, T. och Veersalau, A. 1996. The rate of early development in perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) at different temperatures. *Ann. Zool. Fennici*, 33:693-698.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. New York: Oxford University Press.
- Thomson, G. M. 1922. *The Naturalisation of Animals and Plants in New Zealand*. Cambridge University Press.
- Thorpe, J. 1977. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. *Fisheries Synopsies*, 113:1-138.
- Tolonen, A., Lappalainen, J. och Pulliainen, E. 2003. Seasonal growth and year class strength variations of perch near the northern limits of its distribution range. *Journal of Fish Biology*, 63:176-186.
- Treasurer, J. W. 1981. Some aspects of the reproductive biology of perch *Perca fluviatilis* L. Fecundity, maturation and spawning behaviour. *Journal of Fish Biology*, 18:729-40.
- Treasurer, J. W. och Holliday, F.G.T. 1981. Some aspects of the reproductive biology of perch, *Perca fluviatilis* L. A histological description of the reproductive cycle. *Journal of Fish Biology*, 18:359-76.
- Trippel, E. A. och Harvey, H.H. 1991. Comparison of the methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48:1446-1449.
- Wenngren J. 2001. Abborren – söt fisk i salt omgivning. Havsutsikt 1, sid. 12.

SENASTE UTGIVNA NUMMER

- 2011:3 Konsekvenser av födoval och minskande sorkstammar för populationer av sorkätande ugglor och rovfåglar.
Författare: Katie Andriele
- 2011:4 Tjäders (Tetrao urogallus L.) vinterdiet i norra Sverige: Är gran (Picea abies) viktig i vissa habitat?
Författare: Staffan Öberg
- 2011:5 Grey-sided vole and bank vole abundance in old-growth forest patches of different size and connectivity.
Författare: Niklas Paulsson
- 2011:6 De novo sequencing and SNP discovery in the Scandinavian brown bear (Ursus arctos).
Författare: Anita J Norman
- 2011:7 A genetic approach to identify raccoon dog within a large native meso-carnivore community.
Författare: Dan Wang
- 2011:8 Is old forest like old forest? Patterns in abundance and species number of resident birds in old boreal forest stands in relation to stand structure and landscape context.
Författare: Ortrud Leibinger
- 2011:9 Klövviltets nyttjande av foderraps på viltåker och betespåverkan på angränsande skog.
Författare: Maria Lidberg
- 2012:1 Attityder till återintroduktion av visent i Sverige
Författare: Axel Bergsten
- 2012:2 Viltanpassad röjning längs skogsbilvägar som en foderskapande åtgärd för älgen.
Författare: Ida Forslund
- 2012:3 Spawning site selection of brown trout in habitat restored streams.
Författare: Jonas Svensson
- 2012:4 The shift in forest and tree limits in Troms County – with a main focus on temperature and herbivores.
Författare: Kristoffer Normark
- 2012:5 Clover (Trifolium spp) gamefields: Forage production, utilization by ungulates and browsing on adjacent forest.
Författare: Karl Komstedt
- 2012:6 Habitat use and ranging behaviour of GPS tracked juvenile golden eagles (Aquila chrysaetos)
Författare: Carolin Sandgren
- 2012:7 Spatial and temporal variation in the quality of summer foods for herbivores along a latitudinal gradient
Författare: Michaela Holá